

УДК 576.895.421 : 591

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОЗРЕЛОЙ ФАЗЫ
IXODES PERSULCATUS (IXODIDAE).
ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ БАЗ ДАННЫХ ПО МОРФОМЕТРИИ

Н. А. Филиппова, С. А. Мусатов

Изучена географическая изменчивость половозрелой фазы таежного клеща по материалу из 8 удаленных друг от друга точек. Данные по изменчивости 11 соответствующих признаков самки и самца оценены методом многомерного шкалирования как для каждого пола в отдельности, так и для половозрелой фазы в целом. Все исходные морфометрические данные хранятся в базе данных в ЗИН РАН.

Географическая изменчивость таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 привлекает внимание исследователей как с общезоологических позиций, так и с эпидемиологических. Как зоологический вид таежный клещ характеризуется тем, что имеет ареал (рис. 1) протяженностью около 8700 км с запада на восток, а разобщенность северных и южных границ достигает до 2900 км. Подавляющая территория ареала приходится на Россию. Столь обширная площадь ареала наряду с приуроченностью как к зональной тайге (средней и южной подзонам), так и различным типам горной тайги, при вертикальном диапазоне от нулевой отметки до 3000 м над ур. м., а также сложная история формирования во времени и пространстве (Филиппова, 1971; Таежный клещ..., 1985) создают предпосылки для внутривидовой морфологической изменчивости. Естественно, что широкий диапазон рецентных биотопических связей и весьма неоднозначная история их становления в разных частях ареала, в том числе разный возраст и разные темпы формирования разных частей ареала, должны повлечь сложный характер географической изменчивости. Следует иметь в виду, что географическая изменчивость накладывается на другие типы изменчивости таежного клеща, что еще более усложняет ее изучение. Все это повышает интерес к вопросам изменчивости данного вида с общезоологических позиций. С другой стороны, накапливаются данные о неоднородном характере территориальных связей таежного клеща как с вирусами клещевого энцефалита (Коренберг, 1979; Окулова, 1994), так и с возбудителями болезни Лайма (Москвитина и др., 1995).

Наиболее полно географическая изменчивость *Ixodes persulcatus* отражена в коллективной монографии „Таежный клещ...“, 1985, где дана ее оценка с использованием методов элементарной статистики. При этом было изучено 25–30 морфометрических признаков каждого пола и каждой из преимагинальных фаз из шести разобщенных географических точек. Для оценки изменчивости были использованы шесть наименее вариабельных морфометрических признаков для каждого пола и каждой преимагинальной фазы. Установлено, что направленность изменчивости размеров одного и того же органа далеко не всегда согласована у разных полов и фаз.

В последнее время для оценки географической изменчивости видов иксодовых

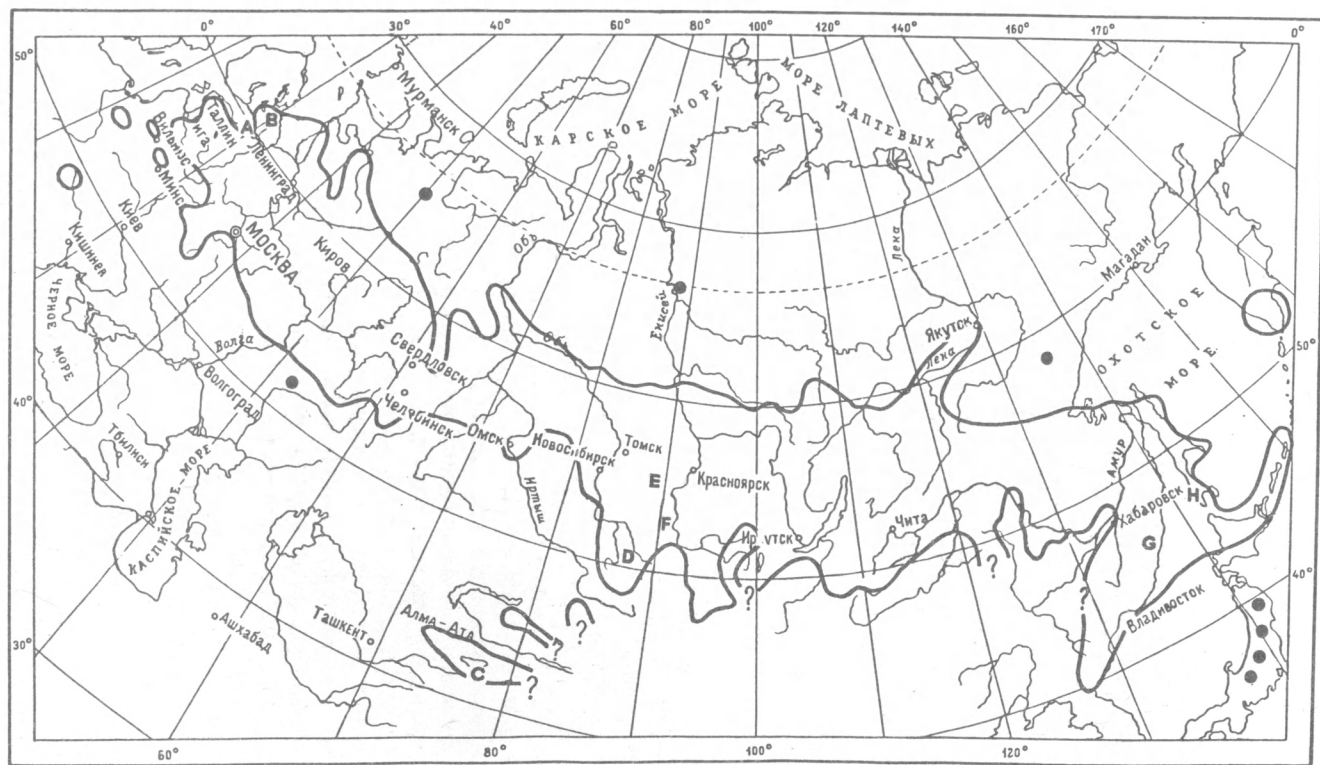


Рис. 1. Ареал *Ixodes persulcatus* и изученные выборки.

Линия — граница ареала; залитые круги — отдельные находки; буквенные обозначения соответствуют географическим названиям в разделе „Материал и методы“.

Fig. 1. Distribution range of *Ixodes persulcatus* and investigated samples.

клещей на основе морфометрических признаков стали применяться компьютерные методы. Показан диапазон изменчивости половозрелой фазы вида *I. scapularis* Say, 1821 – основного переносчика возбудителей болезни Лайма в Северной Америке (Oliver et al., 1993), входящего вместе с *I. persulcatus* в группу близко родственных видов в пределах подрода *Ixodes* (s. str.) Latreille (Филиппова, 1969). Мы уже имели опыт применения баз данных по морфометрии и метода многомерного шкалирования при изучении таксономической структуры полиморфного вида *Hyalomma asiaticum* Schulze et Schlottke, 1929 (Филиппова и др., 1995). Предлагаемая статья продолжает расширять возможности компьютерных методов для изучения географической изменчивости и внутривидовой таксономической структуры видов с обширными ареалами. Мы ставили цель – оценить географическую изменчивость половозрелой фазы в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург). Всего изучено 222 самки, 217 самцов. Ниже приведен объем исследованного материала (буквы после географических названий соответствуют таковым на рис. 1–4).

26 самок, 25 самцов: Карельский перешеек, окр. пос. Дибуны (А); 30 самок, 30 самцов: Карелия, северное побережье Онежского озера (В); 21 самка, 17 самцов: Тянь-Шань, хр. Терской-Ала-Тоо, северный склон (С); 30 самок, 30 самцов: юго-западный Алтай, долина р. Бухтарма (D); 25 самок, 25 самцов: Кузнецкий Алатау, с. Андреевка (Е); 30 самок, 30 самцов: Западный Саян, окр. пос. Майна (F); 30 самок, 30 самцов: Южное Приморье, зап. Сихотэ-Алинь (G); 30 самок, 30 самцов: о. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинск (H). Весь материал собран с растительности на флаг.

Таким образом, исследован материал из 8 разобщенных популяций, выбор которых определился, с одной стороны, стремлением охватить территории ареала, различные как по рецентным климатическим условиям, так и по геологическому возрасту ландшафтов и истории их формирования, а с другой – наличием в сборах не только обоих полов, но и преимагинальных фаз (для дальнейшего изучения).

Поскольку наша цель – исследовать географическую изменчивость половозрелой фазы в целом, мы подвергли изучению такие органы, которые свойственны равно обоим полам. Были использованы следующие признаки: длина и ширина скутума (конскутума), длина и ширина анального кольца, длина и ширина перитремы, длина и ширина гнатосомы, длина II–III члеников пальп, взятых вместе, длина гипостомы, длина лапки I. Помимо абсолютных размеров были использованы также различные отношения, прежде всего длины органа к его ширине. Применение отношений позволяет судить об изменчивости формы органов.

Измерения производились с помощью стереоскопического микроскопа МБС-1 в падающем свете, способ измерения подробно описан в монографии „Таежный клещ...”, 1985.

Статистическая часть исследования выполнена на персональном компьютере IBM PC. Первичная статистическая обработка материала проведена при помощи оригинальной программы А. Л. Лобанова, позволяющей оценивать достоверность отличий популяций по отдельным морфометрическим признакам и их соотношениям.¹ Результаты работы этой программы представлены на рис. 2 и 3. Для оконча-

¹ Авторы приносят искреннюю благодарность к. б. н. А. Л. Лобанову (ЗИН РАН) за предоставленную программу и помощь в овладении компьютерными методами обработки материала.

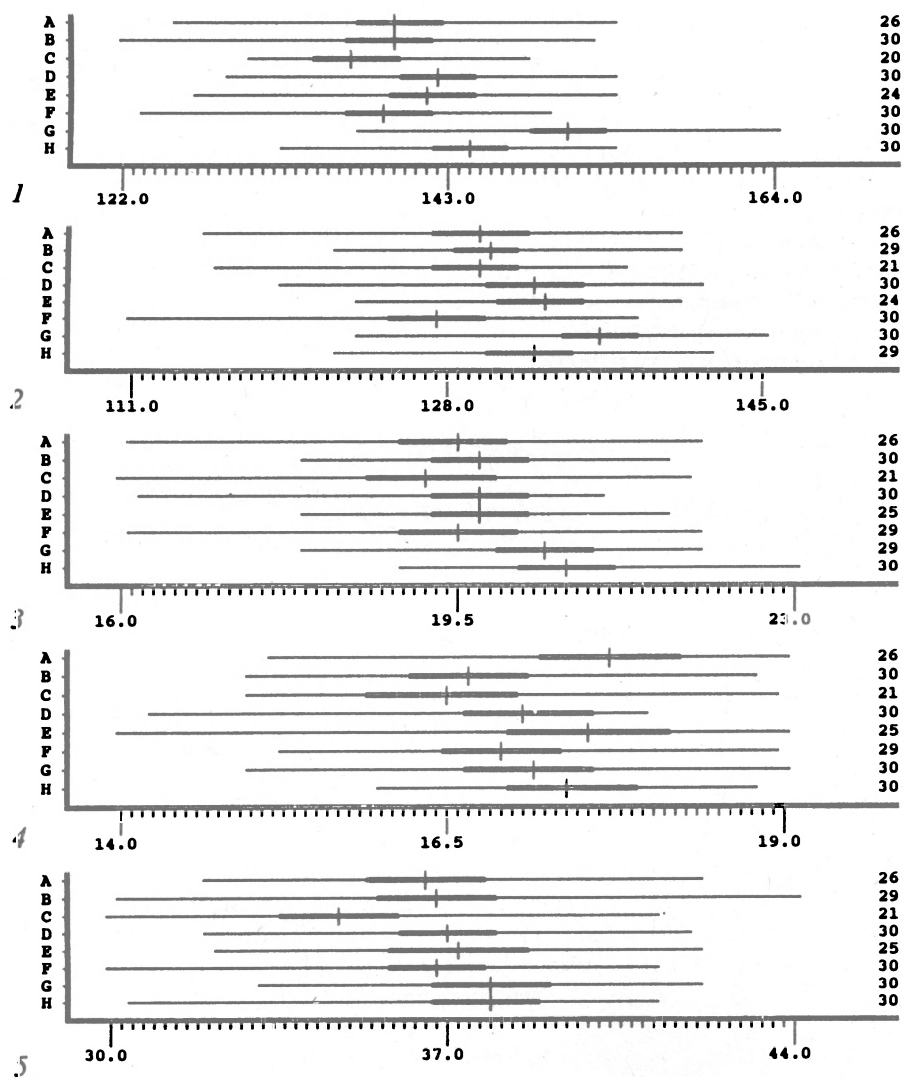


Рис. 2. Изменчивость морфологических признаков самки *Ixodes persulcatus*.

1 – длина, 2 – ширина скутума; 3 – длина, 4 – ширина анального кольца; 5 – длина, 6 – ширина перитремы; 7 – длина, 8 – ширина гнатосомы; 9 – длина II–III члеников пальп; 10 – длина гипостома; 11 – длина лапки I. Горизонтальная тонкая линия – пределы вариаций, вертикальная тонкая линия – средняя величина, горизонтальная двойная линия – доверительный интервал. По вертикали слева – популяции, справа – объем выборки; по горизонтали – размеры в мкм.

Fig. 2. Variation of morphological characters of female *Ixodes persulcatus*.

тельной оценки взаимоотношений между популяциями было применено многомерное шкалирование – один из самых мощных методов ординации (рис. 4). Вычисления осуществлялись при помощи стандартного статистического пакета SYSTAT (шкалирование проводилось методом Гуттмана с использованием линейной регрессии). Все исходные данные хранятся в Зоологическом ин-те РАН в виде баз данных формата DBF.

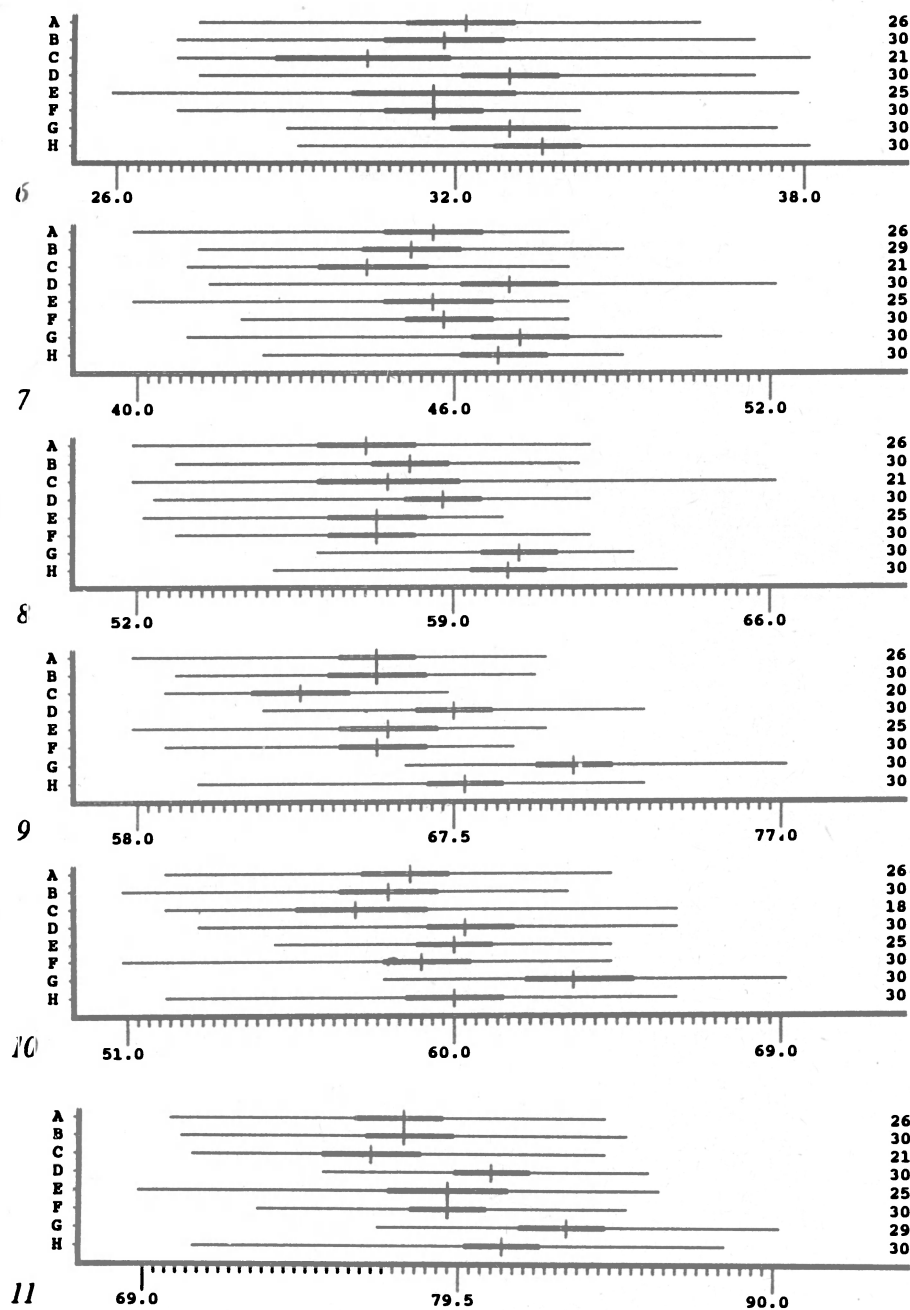


Рис. 2 (Продолжение).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении географической изменчивости были использованы абсолютные размеры структур. Попытки найти такие отношения признаков, которые позволили бы выявить достоверные различия между популяциями, не увенчались успехом. Так как в основном применялись отношения длины органа к его ширине,

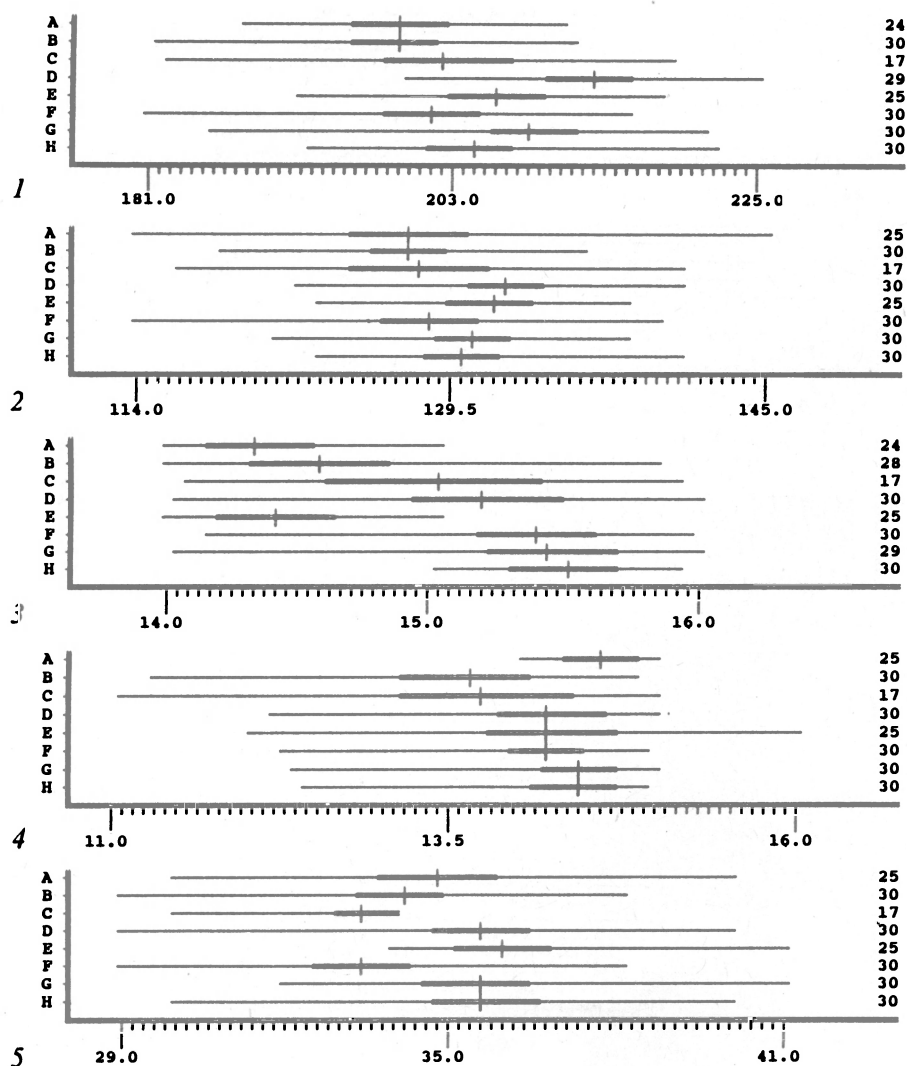


Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков самца *Ixodes persulcatus*.

1 — длина, 2 — ширина конскутума.
Остальные обозначения, как на рис. 2.

Fig. 3. Variation of morphological characters of male *Ixodes persulcatus*.

то можно говорить о стабильности формы органов у особей из различных частей ареала. Имеет место перекрывание значений всех признаков у обоих полов в изученных популяциях (рис. 2, 3).

Обратимся к результатам многомерного шкалирования (рис. 4), проведенного при использовании всех приведенных выше признаков.

Самка. Обособленное положение занимает приморская популяция (G) (рис. 4, 1), особи из которой являются самыми крупными. По степени сходства ближе к ней стоят популяции с Алтая (D) и Сахалина (H). Все остальные популяции (A, B, E, F) образуют в значительной степени компактную группу, за исключением тьянь-шаньской (C). Особи из последней характеризуются отклонением большей части признаков в минимальную сторону.

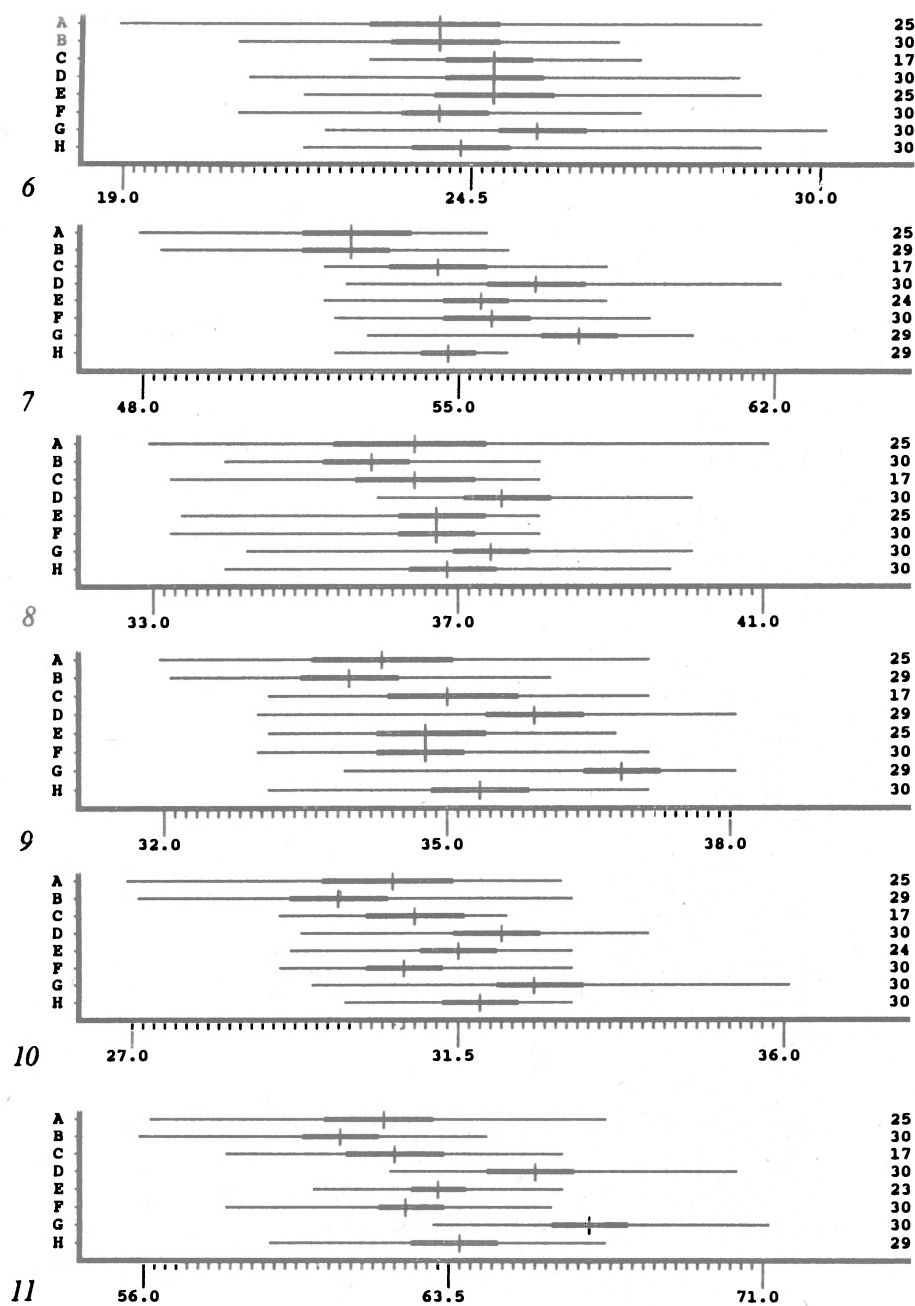


Рис. 3. (Продолжение).

Самец. Здесь обособленно расположены алтайская (D) и приморская (G) популяции (рис. 4, 2). Популяция из Кузнецкого Алатау (E) морфометрически ближе к сахалинской (H), тогда как по самке она тяготеет к группе европейских (A, B) и западно-саянской (F) популяций.

Половозрелая фаза в целом. Учитывая частичную несогласованность во взаимоотношениях по размерным признакам между популяциями у полов, мы

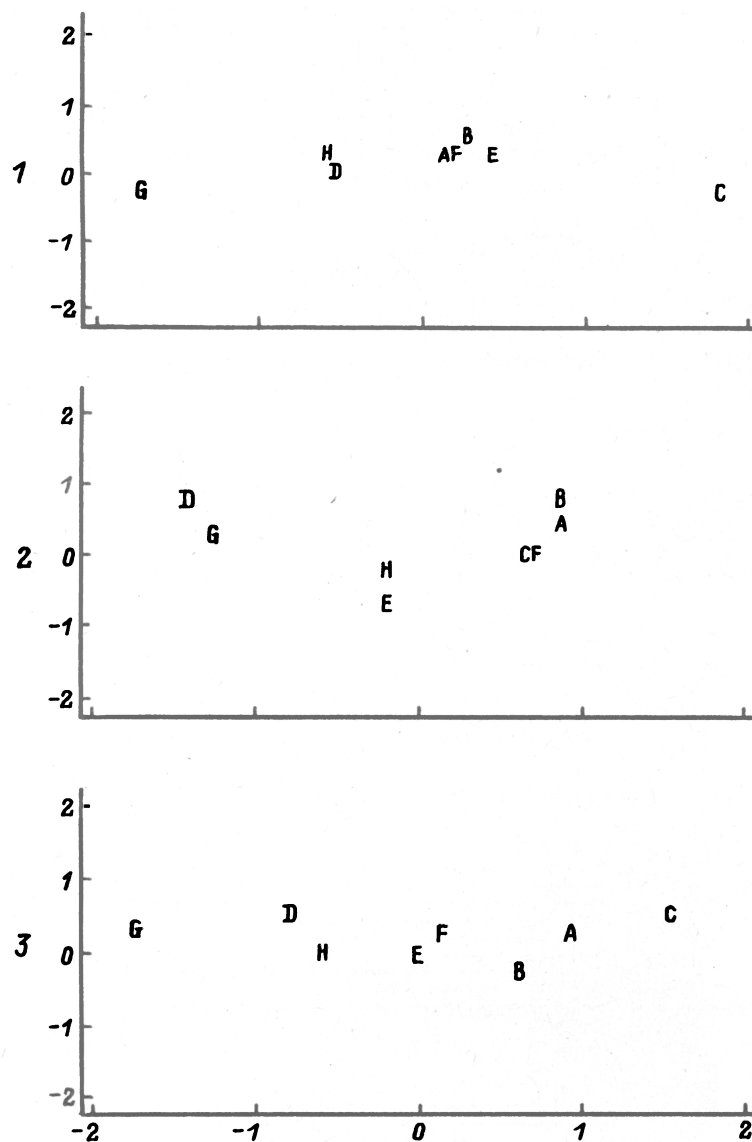


Рис. 4. Результаты многомерного шкалирования.

1 — самка; 2 — самец; 3 — самка+самец. По вертикали и горизонтали — условные шкалы.

Fig. 4. The results of multidemencional scaling.

объединили морфометрические данные по соответствующим признакам самки и самца в общую базу данных и с ее использованием провели многомерное шкалирование. Это позволило судить об изменчивости половозрелой фазы в целом. Результаты объединения представлены на рис. 4, 3. Крайнее положение занимает приморская популяция (G). Ближе всего к ней стоят алтайская (D) и сахалинская (H) популяции. Больше других отклоняется тянь-шаньская популяция (C), особи из которой, как отмечено выше, самые мелкие.

В отношении иксовых клещей вопросы географической изменчивости и таксономической структуры видов с обширными ареалами изучены еще очень слабо

и имеющиеся данные разрознены по отдельным публикациям. Если ограничиться палеарктической фауной, то имеются данные о подвиговой дифференциации некоторых видов: *Ixodes laguri* Ol., 1929, *I. redikorzevi* Ol., 1927, *Haemaphysalis erinacei* Pavesi, 1844, *H. japonica* Warb., 1915, *Hyalomma asiaticum* Schulze et Schlottke, 1929, *Hl. anatolicum* Koch, 1844, *Hl. marginatum* Koch, 1844 (Nuttall e. a., 1915; Померанцев, 1950; Поспелова-Штром в: Померанцев, 1950; Hoogstraal, 1955; Hoogstraal, Kaiser, 1959; Cerný, 1960; Филиппова, 1977; Филиппова и др., 1993; Филиппова и др., 1995).

Хотя территориальные, а иногда и морфологические взаимоотношения подвидов у некоторых из перечисленных видов остаются еще невыясненными или дискуссионными, все же имеется возможность диагностировать подвиды и большинство систематиков их признают. Мы не касаемся здесь видов, для которых подвиды хотя и описаны, но диагноз их недостаточен и, кроме авторов, их описавших, больше никому не удавалось их обнаружить. Однако может иметь место и такая ситуация, когда географическая изменчивость выявляется статистически по морфологическим признакам, не обнаруживающим хиатусов в пределах ареала и для выделения подвидов нет морфологических оснований. Но вместе с тем особенности ареала и сложная история его формирования допускают глубокую внутривидовую географическую дифференциацию, которая может отражаться на способностях вида как переносчика. По-видимому, с такой ситуацией мы сталкиваемся при изучении изменчивости *I. persulcatus*.

Попробуем теперь сопоставить изложенные выше данные по морфометрическим различиям между популяциями с рецентными климатическими условиями и историей формирования соответствующих частей ареала *I. persulcatus*. Наиболее крупные особи приурочены к поздне третичным ландшафтам с теплым и влажным рецентным климатом и растительным формациям, содержащим большое количество третичных флористических элементов, таким как черневая тайга юго-западного Алтая и уссурийская тайга Сихотэ-Алиня (Южное Приморье). Известно, что эти территории подвергались сглаженным ледниковым и ксеротермическим воздействиям в течение последующего периода и служили рефугиумами древних флор и фаун в периоды оледенений и иссушений Европы, Сибири и Дальнего Востока (Синицын, 1962, 1965). Климатические условия – тепло- и влагообеспеченность юго-западного Алтая и Южного Приморья в настоящее время в наибольшей степени соответствуют оптимуму условий существования этого весьма гигрофильного вида. Интересно отметить, что приморская популяция отличается от остальных и некоторыми экологическими особенностями. Для нее характерно высокое обилие, длительный период активности имаго, большой диапазон вертикальных миграций по растительности, наименьшая продолжительность жизненного цикла (Таежный клещ..., 1985).

Значительно мельче особи из популяций на северо-западе европейской части ареала (Карельский перешеек и побережье Онежского озера). Для этой территории установлено неоднократное наступление и отступление ледника в четвертичный период, и таежные ландшафты на ней сформировались в голоцене, всего 8–12 тыс. лет тому назад (Герасимов, Величко, 1982). Следовательно, северо-запад ареала характеризуется очень молодыми популяциями. Климатические показатели для развития таежного клеща здесь не очень благоприятны. Отмечены короткий период активности половозрелой фазы, большая продолжительность жизненного цикла, невысокое обилие (Таежный клещ..., 1985).

Отмеченная выше морфометрическая обособленность тянь-шаньской популяции (малые размеры особей) согласуется с особым характером этой территории. Горно-таежная формация Тянь-Шаня представляет собой изолированную часть ареала таежного клеща с довольно суровым климатом, связанную своим про-

исхождением с сибирской тайгой. Эта формация приурочена к среднегорным ландшафтам (2000–3000 м над ур. м.), формирование которых происходило в ранне-четвертичный период (Синицын, 1962, 1965).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, с позиций таксономии каждый из полов *I. persulcatus* предстает компактным в морфологическом отношении. Ни у самки, ни у самца не удалось обнаружить достоверных отличий в пропорциях (форме) изученных органов на протяжении ареала. Этим обуславливается стабильность видовых диагностических признаков и четкое отличие *I. persulcatus* от близкородственных видов. Установленный диапазон географической изменчивости размеров органов не влияет на диагностические видовые признаки. Выявленная направленность географической изменчивости морфологических признаков согласуется с рецентными климатическими условиями обитания и историей формирования ареала.

Исследование поддержано грантами РФФИ (проект: „Создание компьютерной базы данных по паразитическим клещам и насекомым фауны России и сопредельных территорий...” 94–07 N 12081) и FIRCA, США (проект: „Клещи – переносчики возбудителей болезни Лайма” N 1 R03 – TW00297 – O1A1).

Список литературы

- Герасимов И. П., Величко А. А. Палеогеография Европы за последние 100 тысяч лет. М.: Наука, 1982. 155 с.
- Коренберг Э. И. Биохорологическая структура вида. М.: Наука, 1979. 171 с.
- Москвѣтина Г. Г., Коренберг Э. И., Спилман Э., Щеголева Т. В. О частоте генерализованной инфекции у взрослых голодных клещей рода *Ixodes* в очагах боррелиозов России и США // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 5. С. 353–360.
- Окулова Н. М. Причины разной тяжести течения клещевого энцефалита у человека. Экологические аспекты. Иваново: Изд-во Ивановского гос. ун-та, 1994. 108 с.
- Померанцев Б. И. Иксодовые клещи (Ixodidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 224 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 2).
- Синицын В. М. Палеогеография Азии. М.; Л., 1962. 267 с.
- Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Л., 1965. Т. 1. 166 с.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. / Под ред. Н. А. Филипповой. Л.: Наука, 1985. 416 с.
- Филиппова Н. А. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (Ixodoidea, Ixodidae) – переносчиков вирусов клещевого энцефалита // Энтомол. обозр. 1969. Т. 48, вып. 3. С. 675–683.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VI. Особенности ареалов *I. pavlovskyi* Rom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 5. С. 385–391.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л., 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 4. Вып. 4).
- Филиппова Н. А., Панова И. В., Мусатов С. А. Таксономическая структура политипического вида *Haemaphysalis erinacei* (Ixodidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 193–215.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 65–82.
- Černý V. *Ixodes laguri slovacicus* n. ssp., eine neue Zeckensubspezies aus dem Gebiet der Tschechoslowakei // Casop. Ceskosl. společ. entomol. 1960. Vol. 57, N 2. P. 178–184.
- Hoogstraal H. Notes on African *Haemaphysalis* ticks. I. The Mediterranean–littoral hedgehog parasite *H. erinacei* Pavesi, 1884 (Ixodoidea, Ixodidae) // J. Parasitol. 1955. Vol. 41, N 3. P. 221–233.
- Hoogstraal H., Kaiser M. N. Observations on egyptian *Hyalomma* ticks (Ixodoidea, Ixodidae). 5. Biological notes and differences in identity of *H. anatolicum* and its subspecies *anatolicum* Koch

- and excavatum Koch among Russian and other workers. Identity of *H. lusitanicum* Koch. // *Annals of the Entomol. Society of America*. 1959. Vol. 52, N 3. P. 243–261.
- Nuttall G. H., Warburton C., Cooper W. F., Robinson L. E. Ticks. A monograph of the Ixodoidea. Cambridge. 1915. Part II. P. 105–550.
- Oliver J. H., Owsley M. R., Hutchenson H. J., James A. M., Chen C., Irby W. S., Dotson E. M., McLaim D. K. Conspecificity of the Ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acar: Ixodidae) // *Journ. Med. Entomol.* 1993. Vol. 30, N 1. P. 54–63.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 10.08.1995

GEOGRAPHIC VARIATION OF ADULTS OF *IXODES PERSULCATUS* (IXODIDAE). EXPERIENCE OF MORPHOMETRIC DATA BASES APPLICATION

N. A. Filippova, S. A. Musatov

Key words: Ixodidae, *Ixodes persulcatus*, intraspecific variation.

SUMMARY

The aim of the article is to estimate geographic variation of *Ixodes persulcatus* adults as a whole. Intraspecific variation of the females and males of *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 has been studied in eight geographical localities („populations”) of its distribution range (fig. 1.). The distance between western and eastern localities is more than 8700 km, between northern and southern ones it is approximately 2900 km. Twenty five to thirty specimens of each sex were studied in each geographical locality. The following eleven characters were used (fig. 2, 3): length of scutum (conscutum), width of scutum (conscutum), length of anal ring, width of anal ring, length of spiracular plate, width of spiracular plate, length of gnathosoma, width of gnathosoma, length of II–III articles of palps, length of hypostome, length of tarsus I. The multidimensional scaling method by means of software package SYSTAT was used for estimation of relationships between populations on the basis of morphometrical data. The differences between the populations were revealed only from absolute sizes of organs, whereas their proportions (i. e. shape) were constant in all geographical localities. Fig. 4, 1 shows that females from localities G (Primorski Territory) and C (Tien-Shan Mountains) occupy extreme positions. Fig. 4, 2 shows that males from localities G (Primorski Territory) and D (SW Altai Mountains) on the one hand and A, B (European) on the other one occupy extreme positions. Locality C (Tien-Shan Mountains) is similar to F (Western Sayan Mountains) and to European (A, B) whereas females of locality C differ from A, B and F. Taking into account the partial discrepancy of relationships between populations in sexes we have united the data on corresponding characters of both sexes in the aggregate data base (fig. 4, 3). This was possible owing to the multidimensional scaling method. Fig. 4, 3 shows isolated position of the population G (Primorski Territory), specimens of which are the largest in sizes. The populations D (SW Altai Mountains) and H (Sakhalin Island) are morphometrically most similar to the population G. The population C (Tien-Shan Mountains) is represented of the smallest specimens. The European populations (A and B) are closer to C. The largest sizes are typical of the populations G and D associated with relict Tertiary landscapes of Primorski Territory and SW Altai with which areas of ecological optimum of *I. persulcatus* coincide. The smallest sizes are observed in the European populations (A, B) near the north-western boundary of the distribution range of the species, as well as in the Alpine population of Tien-Shan Mountains, near the upper vertical boundary of the distribution range (2000–3000 m above sea level). Climatic conditions of the habitat in these areas are similar to those of the north-western part of the distribution range of *I. persulcatus*.